Opusc. Zool. Budapest, X, 1, 1970

Untersuchungen über die Temperaturtoleranz von Höhlenlaufkäfern und Asseln

(Biospeologica Hungarica, XXXIII)

Von

G. Gere*

Herrn Professor Dr. Endre Dudich
zum 75. Geburtstag gewidmet

Die ökologischen Ansprüche der Höhlentiere sind bis heute noch nicht in jeder Hinsicht geklärt. Besonders früher war die Ansicht im allgemeinen verbreitet, daß sich die echten Höhlentiere in solchem Grade den gewöhnlich ausgeglichenen Umweltsfaktoren ihres Biotops angepaßt haben, daß sie selbst die verhältnismäßig kleineren Änderungen dieser nicht ertragen können. Dies bezieht sich natürlich auch auf die Temperatureinflüsse. Demgegenüber war Dudich bereits 1932 der Ansicht, daß die Anschauungen über die Stenothermie vielmehr bloß Folgerungen als experimentell bewiesene Tatsachen sind. Dies wurde unter anderen auch durch die Beobachtung unterstützt, daß der typische Troglobiont *Niphargus aggtelekiensis* sowohl die Wassertemperaturwerten von 3—4 °C wie auch die von 16—18 °C gleichfalls gut erträgt. Neuerdings haben die Untersuchungen von Ginet (1960) bestätigt, daß *Niphargus*-Exemplare auch zwischen weiten Temperaturgrenzen lebensfähig bleiben. Szymczakowski (1953) untersuchte die Art *Meta menardi* von diesem Gesichtspunkt aus. Er hat festgestellt, daß das Temperaturpräferendum des Tieres zwischen +2,5 und 15 °C liegt, jedoch seine Fluchtreaktion erst zwischen 28—29,5 °C eintritt. *Meta menardi* ist jedoch kein richtiger Troglobiont, sondern bloß ein Tier von troglophilem Charakter. Diese Art kommt in Ungarn in kleineren Höhlen, in den Höhlenzugängen vor und auf diese Weise kann auch auf seinem Biotop eine regelrechte und beachtenswerte Temperaturschwankung beobachtet werden.

Ich selbst habe bereits ähnliche Untersuchungen an einer eher troglophiler oder gerade troglobionter Art, an *Mesoniscus graniger* (Isopoda) durchgeführt (Gere, 1964). Die Versuchstiere stammen aus der Baradla-Höhle bei Aggtelek, wo sie in hohem Maße unter gleichmäßigen Temperaturverhältnissen (8,2—

* Dr. Géza Gere, ELTE Állatrendszertani Tanszék (Institut für Tiersystematik der L.-Eötvös-Universität), Budapest, VIII. Puskin u. 3.

11,2 °C) gelebt haben. Trotz alldem haben sie sich nicht als stenotherm erwiesen. Bei einer Temperatur zwischen 0 und 22 °C war die Mortalität unter ihnen niedrig, und hat pro Tag bloß bei den auf 26 °C gehaltenen Tiergruppen 8—9% erreicht.

Angesichts dessen, daß die aufgezählten Feststellungen und die noch in der Literatur vorfindbaren einigen Angaben nicht dazu genügen, um über die Temperaturtoleranzfähigkeit der Höhlentiere allgemeine Feststellungen zu machen, hielt ich es für notwendig, ähnliche Untersuchungen auch an anderen Arten vorzunehmen. Für diesen Zweck wählte ich zwei Laufkäferarten (Carabidae), u. zw. *Duvalius hungaricus* Csiki und *Trechus austriacus* Dej. aus. Die erste ist der typische troglobionte Käfer der Baradla-Höhe bei Aggtelek (Wolf, 1934—38), die andere eine troglophile Art, ein Boden- und Höhlenbewohner, die laut Csiki (1946) in Mitteleuropa und im Karpatenbecken allgemein vorkommt. Als Ergänzung habe ich auch ein-zwei Beobachtungen an dem oben erwähnten *Mesoniscus graniger* J. Friv. vorgenommen. Sämtliche Tiere stammten aus der Baradla-Höhle bei Aggtelek (Ungarn).

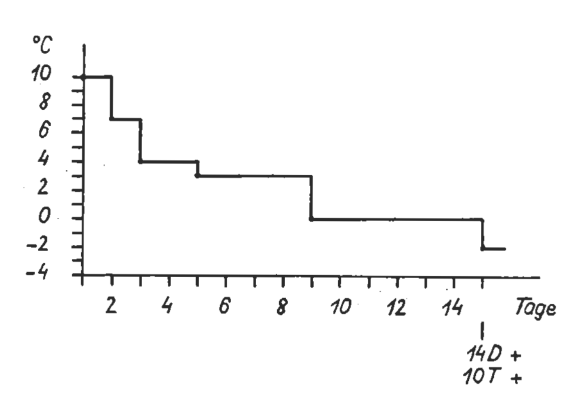


Abb. 1. Versuch an 14 *Duvalius*- und 10 *Trechus*-Exemplaren (D = *Duvalius*, T = *Trechus*, + = eingegangen)

Untersuchungsmethode

Die eingesammelten Tiere wurden in 2—3 cm hohen ausgebrannten Tonschüsselchen von 6—8 cm Durchmesser gelegt, und die Schüsseln mit Glasplatten bedeckt. In jede Schüssel kamen 4—10 Tiere. Als Verstecke wurden auch morsche Holzteile und aus der Höhle stammende Lehmstückchen in die Schüsseln gelegt. Die Schüsseln wurden in feuchten Quarzsand eingebettet. Aus dem Sand sog sich durch die poröse Gefäßwand Feuchtigkeit in das Innere der Schüsseln. Der Sand wurde in solchem Grade befeuchtet, daß im Inneren der Schüsselchen der relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft 100% betrug. Die Haltung der Tiere erfolgte unter Ausschließung des Lichtes. Die Temperatur der Umgebung habe ich in der erwünschten Weise geregelt. Bis zu Beginn des

Experiments wurden die Tiere stets in einer, auch der Höhlentemperatur entsprechenden Umwelt mit 10 °C-Temperatur untergebracht. Als Nahrung erhielten die Käfer *Tubifex*-Würmer, die *Mesoniscus*-Arten morsche Holzüberreste.

Untersuchungsergebnisse

Die beigefügten Abbildungen zeigen die Gestaltung der Temperatur während der einzelnen Versuche an. Auf den Abbildungen ist die Zahl der bei dem Versuche verwendeten Käfer angeführt, ferner, wann das Eingehen der einzelnen Tiere erfolgt ist.

Die von 10 °C ausgehende Temperaturverminderung (Abb. 1 und 2) haben die *Duvalius*- wie auch die *Trechus*-Exemplare ohne Beschädigung ertragen. Sie bewegten sich sogar solange, bis die Temperatur nicht in die Nähe des 0 °C fiel, sehr lebhaft. In der Nähe des Gefrierpunktes verminderte sich jedoch stark ihre Bewegung. In dieser Hinsicht zeigte sich zwischen den *Duvalius*- und den *Trechus*-Exemplaren ein geringer Unterschied, insofern die ersteren

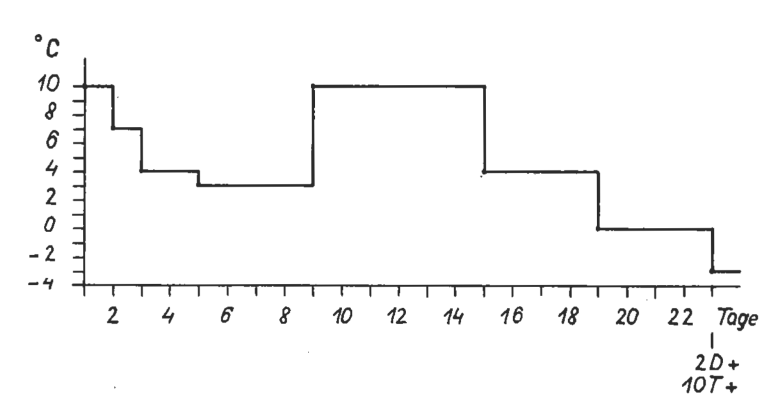


Abb. 2. Versuch an 2 *Duvalius*- und 10 *Trechus*-Exemplaren

sich gegenüber einer derartigen Abkühlung etwas empfindlicher erwiesen haben, als die letzteren. Unter 0 °C Temperatur lebten die Tiere nur eine sehr kurze Zeit lang, sie gingen z. B. bei einer Temperatur von —2 °C innerhalb von 2 Stunden alle ein. Dasselbe erfolgte auch mit den in der Tabelle nicht vorkommenden, jedoch ähnlicherweise untersuchten *Mesoniscus*-Individuen. Das unterste Temperaturpessimum befindet sich also für alle drei, zur Rede stehenden Tierarten gleicherweise wenig unter 0 °C. Die Schwankung der Temperatur während des Versuches haben das Verhalten der Tiere nicht beeinflußt (Abb. 2).

Im Falle der der Abb. 3 und 4 entsprechenden Versuche habe ich die Temperatur von 10 °C ausgehend allmählich gehoben. Die in Abb. 5, 6 und 7 vorgeführten Käfer setzte ich ohne Übergang von der Ausgangstemperatur um 12, 15 bzw. 17 °C höheren Temperaturen aus, dann wurde die Temperatur allmählich weiter gesteigert. Abb. 8 zeigt einen solchen Versuch, in dem die

Käfer einer beträchtlichen Temperaturschwankung ausgesetzt waren. Die zweite Erhöhung der Temperatur ohne Übergang betrug bei diesem Versuch 20 °C.

Aufgrund der Abbildungen kann vor allem festgestellt werden, daß die oberen Temperaturpessimumwerte der *Duvalius*- und der *Trechus*-Exemplare fern voneinander liegen. Während die *Duvalius*-Exemplare auf einer Tempera-

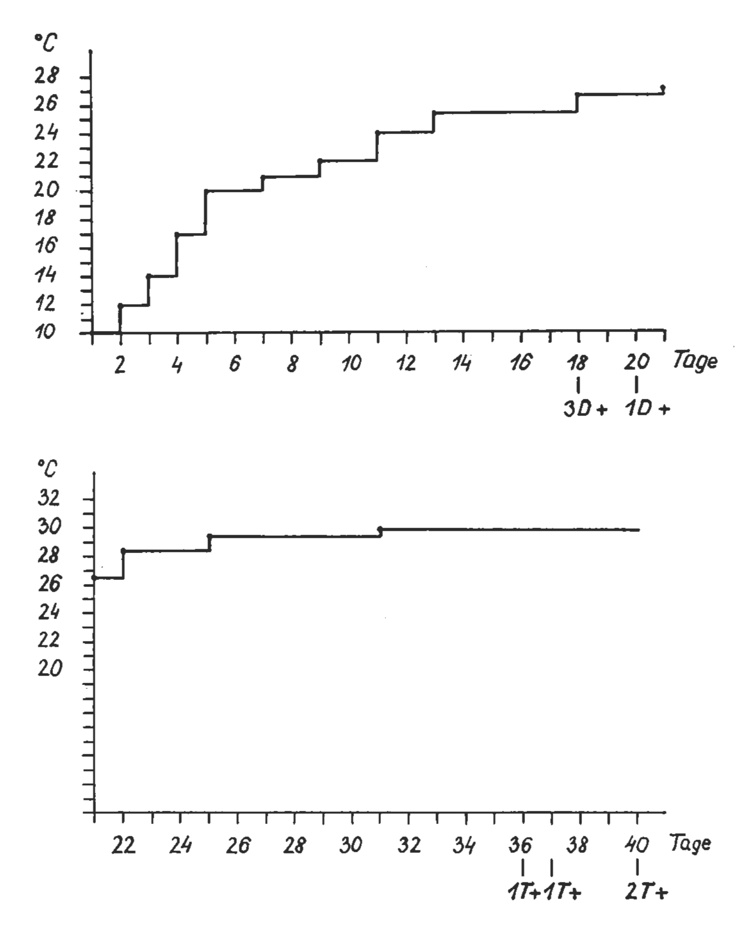


Abb. 3. Versuch an 4 *Duvalius*- und 4 *Trechus*-Exemplaren

tur zwischen 26,5 und 28,5 °C nur mehr ein-zwei Tage lang am Leben bleiben, gingen die *Trechus*-Individuen nur dann in 1—4 Tagen ein, falls die Temperatur 31—32 °C betrug, und bei 30 °C lebten einige — so daß sie vorangehend 6 Tage hindurch in einer Umgebung von 29,5 °C gehalten wurden — noch 9 Tage lang. (Das hie und da bei niedrigen Temperaturgraden eingetretene Eingehen ist vermutlich das Ergebnis der natürlichen Mortalität der Käfer.)

Die Versuche beweisen, daß die *Trechus*-Exemplare die Temperaturschwankung — ebenso wie bei einer Temperatur unter 10 °C — auch bei einer höheren

Temperatur ohne Schaden ertragen können. Folglicherweise hat ihnen der ohne Übergang eingetretene Temperaturansteig zwischen 12—20 °C nicht geschadet. Dasselbe kann auch über die *Duvalius*-Exemplare gesagt werden. Es scheint sogar, daß diese die dem oberen Pessimum näher stehende Temperatur — im Gegensatz zu den *Mesoniscus*-Exemplaren (GERE, 1964) — besser ertragen,

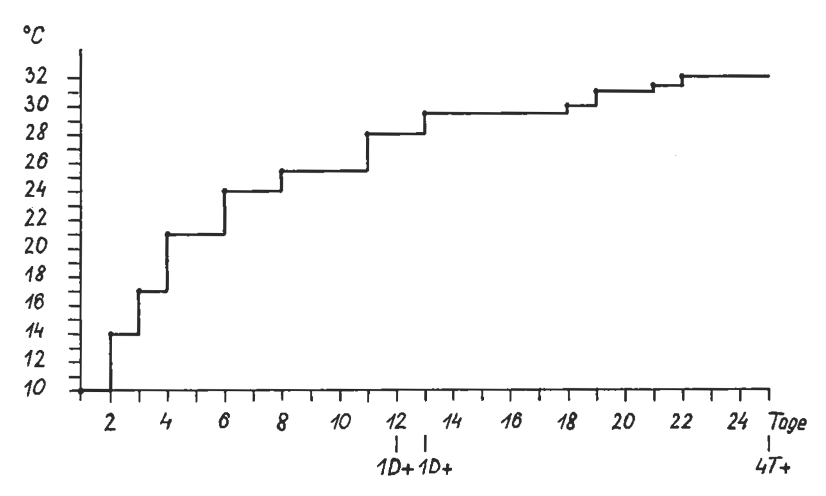


Abb. 4. Versuch an 2 *Duvalius*- und 4 *Trechus*-Exemplaren

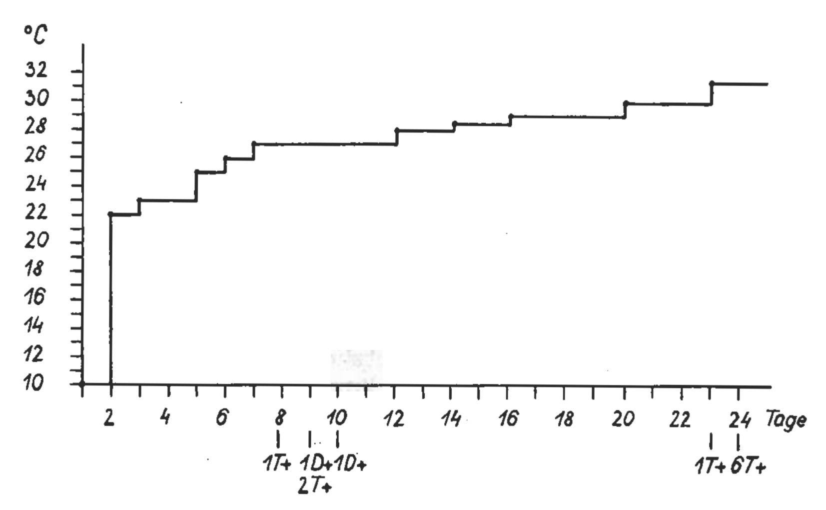


Abb. 5. Versuch an 2 *Duvalius*- und 10 *Trechus*-Exemplaren

wenn sie dieser Temperatur ohne Übergang bzw. erst nach einem kurzen Übergang ausgesetzt sind, als falls die Temperatur ihrer Umwelt nur langsam, allmählich ansteigt. Es kann daraus zumindest darauf gefolgert werden, daß sie die für sie sehr hohe Temperatur (28,5 °C) in dem Falle — teilweise auch 2 Tage lang — ertragen haben, als ich die Temperatur ihrer Umwelt bei Beginn des

Versuches um 17 °C gesteigert habe (Abb. 7.) Die Ursache dessen liegt vermutlich darin, daß die Käfer im letzteren Falle ohne vorherige Schädigung in eine hohe Temperatur gelangt sind, während sie im Falle des langsamen Temperaturanstieges die schädigende Wirkung der vorherig verhältnismäßig hohen Temperatur bereits dann an sich getragen haben, als die Temperatur die Nähe des Pessimums erreicht hat. Es steht jedenfalls sicher, daß von einer Anpassung an eine höhere Temperatur unter einigen Wochen weder im Falle der *Duvalius*- noch der *Trechus*-Exemplare gesprochen werden kann.

Außer den auf den Abbildungen angeführten Temperatureinflüssen habe ich die Tiere auch noch größeren Temperaturänderungen ausgesetzt. Dies hatte zur Folge, daß z. B. die von 10 °C unmittelbar in 30 °C gesetzten *Duvalius*-Exemplare etwa 24 Stunden lang lebten, wobei ihre Bewegungsaktivität allmählich abnahm. Es zeigte sich eine sehr interessante Reaktion, falls die Tiere von 10 °C in eine Umgebung von 35 °C gelangten. Diesen Versuch habe ich

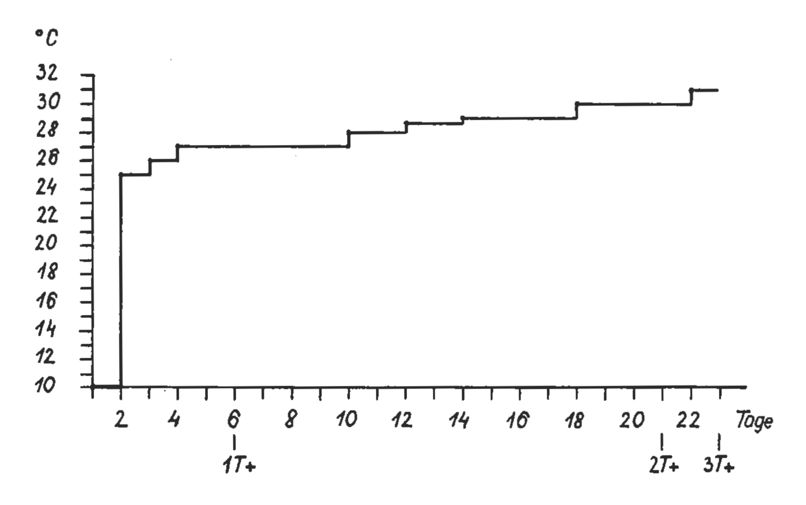


Abb. 6. Versuch an 6 *Trechus*-Exemplaren

auch mit *Mesoniscus*-, *Duvalius*- und *Trechus*-Individuen durchgeführt. (Für den Versuch waren je Art 10—10 Tiere vorgesehen.) Die *Mesoniscus*-Exemplare gingen bei 35 °C ohne Ausnahme plötzlich zugrunde. Von den *Duvalius*-Individuen gingen 3 Exemplare ebenfalls plötzlich ein, und keines der Exemplare lebte länger als 1,5 Stunden. Die Lebensdauer der *Trechus*-Exemplare betrug 1—5 Stunden. Die auf diese Weise in Stufen einteilbare Empfindlichkeit der untersuchten Tiere gegenüber der hohen Temperatur ist mit den sich in verschiedenem Maße zeigenden — auch in ihren morphologischen Eigenheiten zum Ausdruck kommenden — troglobiont-troglophilen Charakter der Tiere völlig im Zusammenklang. Von den drei Arten trägt zweifelsohne *Mesoniscus* im größten Maße die infolge der Höhlenlebensweise ausgebildeten Merkmale an sich: die Tiere sind weiß und völlig blind. *Duvalius* ist zwar nicht weiß, doch depigmentiert. Seine gelblichbraune Farbe stammt nicht von Farbstoffen, sondern ist die Originalfarbe der Kutikula (Dudich, 1932). Seine Augen sind Stark reduziert, bestehen aus 20—30 Fazetten (Csiki, 1946), doch kann noch

nicht als blind bezeichnet werden. *Trechus* ist ein pigmentierter Käfer, mit großen Augen (CSIKI, 1946).

Aus den Untersuchungsergebnissen kann darauf geschlossen werden, daß die in der Höhle nebst in hohem Grade ausgeglichenen Umweltsverhältnissen lebenden Gliederfüßler nur eine solche Temperaturschwankung ertragen können, deren Intervall sich allmählich verengt. Eine echte Stenothermie hat sich jedoch dem Anschein nach in ihrem Kreise nicht entwickelt.

Zusammenfassung

Es wurde die Temperaturtoleranz zweier, in der Baradla-Höhle bei Aggtelek lebender Laufkäfer (*Duvalius hungaricus* CSIKI und *Trechus austriacus* DEJ.) untersucht. Ergänzende Untersuchungen wurden ferner auf dem gleichfalls

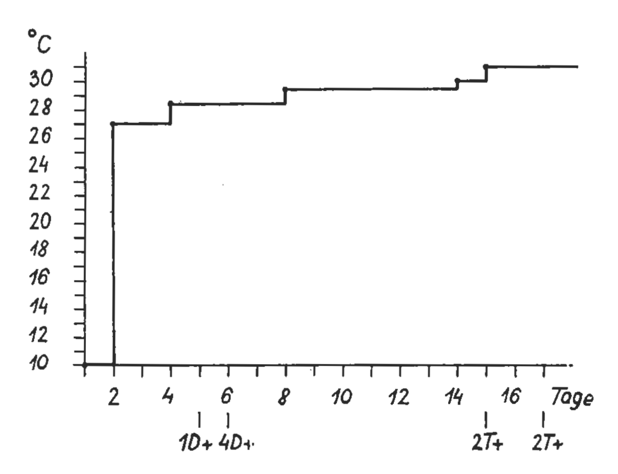
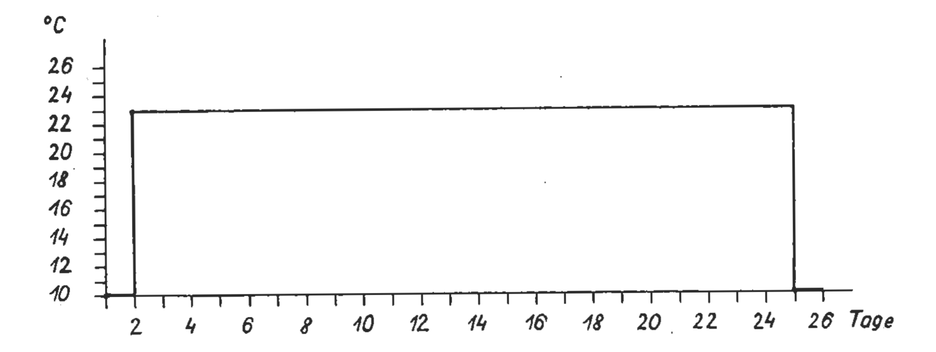


Abb. 7. Versuch an 5 *Duvalius*- und 4 *Trechus*-Exemplaren

dort lebenden *Mesoniscus graniger* J. FRIV. (Isopoda) vorgenommen. Es wurde festgestellt, daß das untere Temperaturpessimum beider Käferarten unmittelbar unter 0 °C ist. Ihr oberes Temperaturpessimum ist jedoch verschieden. Die *Duvalius*-Exemplare lebten bei 26,5—28,5 °C Temperatur 1—2 Stunden hindurch, die Lebensdauer der *Trechus*-Exemplare bei 31—32 °C war zumindest die gleiche. Die von 10 °C-Temperatur, welche auch für ihr natürliches Biotop charakteristisch ist, unmittelbar einer 35 °C-Temperatur ausgesetzten *Mesoniscus*-Individuen gingen alle plötzlich zugrunde, die *Duvalius*-Exemplare blieben höchstens 1,5 und die *Trechus*-Exemplare 1—5 Stunden lang am Leben. Die verschiedene Empfindlichkeit der erwähnten Arten gegenüber der hohen Temperatur ist mit dem sich auch in morphologischer Hinsicht zeigenden Maße ihrer Anpassung zur Höhlenlebensweise in Zusammenklang. Das Höhlenleben unter gewöhnlich ausgeglichenen Temperaturverhältnissen hat dem Anscheine nach zur Folge, daß die Gliederfüßler im stande sind, allmählich kleiner werdende Temperaturschwankungen zu ertragen, jedoch eine echte Stenothermie konnte sich in ihrem Kreise im allgemeinen nicht ausbilden.



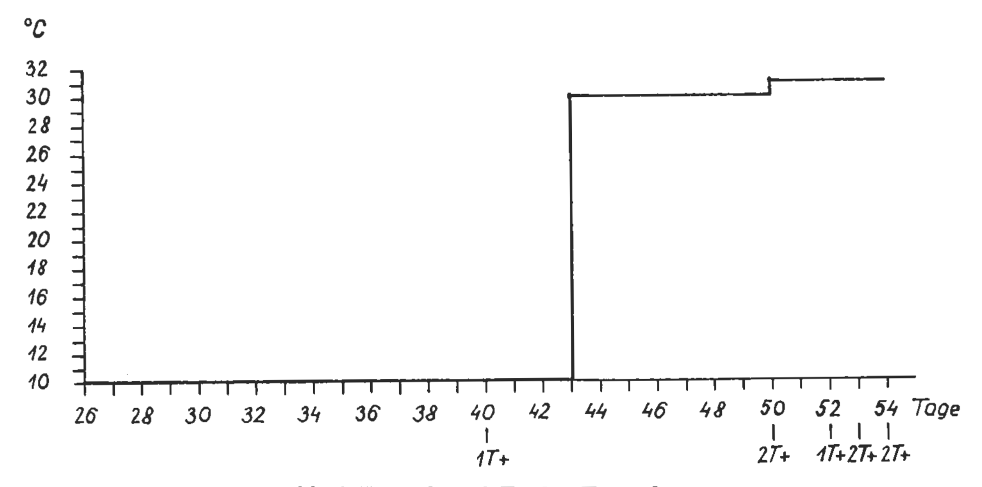


Abb. 8. Versuch an 8 *Trechus*-Exemplaren

SUMMARY

Investigations on the Temperature Tolerance of Carabid Coleopters and Isopods Living in Caves

Author carried out investigations on temperature tolerance of two Carabid coleopters (*Duvalius hungaricus* Csiki and *Trechus austriacus* Dej.) living in the "Baradla" cave in Aggtelek. Complementary investigations were made furthermore on *Mesoniscus graniger* J. Friv. (Isopoda) living on the same locality. It was established that the lower temperature pessimum of both coleopters is immediately below 0 °C. Their upper temperature pessimum is however different. The *Duvalius* specimens lived on 26,5—28,5 °C for an hour, the duration of life of *Trechus* specimens was on 31—32 °C at least the same. The *Mesoniscus* specimens which were placed from the temperature of 10 °C—characteristic for their original biotop—immediately in a temperature of 35 °C died at once, *Duvalius* specimens were living at most for 1,5 hours, *Trechus* for 1—5 hours. The different temperature tolerance of the mentioned species is in accordance with the measure of their acclimatization to the cave environments represented also by morphological relations. The life among the usually balanced temperature conditions of caves seems to result a successively decreasing tolerance of Arthropods for temperature changes, but a real stenothermy generally does not evolves among them.

SCHRIFTTUM

1. Csiki, E.: *Die Käferfauna des Karpaten-Beckens. I. Allgemeiner Teil und Caraboidea.* — Budapest, 1946, pp. 798.

2. Dudich, E.: *Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle „Baradla“ in Ungarn.* — Wien, 1932, pp. 246.

3. Gere, G.: *Untersuchungen über die Temperaturtoleranz von Mesoniscus graniger J. Friv. (Crust. Isop.).* — Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol., 7, 1964, p. 95—103.

4. Ginet, R.: *Écologie, éthologie et biologie de Niphargus.* — Ann. Spéléol., 15, 1960, p. 127—376.

5. Szymczakowski, W.: *Preferendum termiczne jaskiniowego pajaka „Meta menardi“ Latr. (Argiopidae).* — Folia Biologica, 1, 1953, p. 154—168.

6. Wolf, B.: *Animalium Cavernarum Catalogus.* — Vol. 3. ’s-Gravenhage, 1934—1938, pp. 918